植物研究雑誌
J. Jpn. Bot.
78: 191–197 (2003)

絶滅危惧種トサノミゾシダモドキ（ヒメシダ科）の染色体数と生育地

中藤成実[a]，山岡和興[b]

[a]207-[redacted] 東京都東大和市[redacted];
[b]783-[redacted]高知県南国市[redacted]

Chromosome Number and Habitat of *Thelypteris flexilis* (Thelypteridaceae), an Endangered Species from Japan

Narumi NAKATO[a] and Kazuoki YAMAOKA[b]

[a][redacted], Higashiyamato-shi, Tokyo 207-[redacted], JAPAN;
[b][redacted], Nangoku-shi, Kochi, 783-[redacted] JAPAN

(Received on February 19, 2003)

The chromosome number of *Thelypteris flexilis* (H.Christ) Ching from Kochi Prefecture, Japan, was determined to be 2n = 280, a octoploid based on x = 35. This result contrasts with that reported in Chinese materials (n = 68, 4x based on x = 34; Wang and Sun 1982). In Kochi Prefecture, this species grows in lowland sites near limestone outcrops with some calciphiles.

Key words: Calciphile, chromosome number, endangered species, habitat, *Thelypteris flexilis*.

トサノミゾシダモドキ *Thelypteris flexilis* (H. Christ) Ching [= *Cyclogramma flexilis* (H.Christ) Tagawa] は中国，ベトナム，日本に分布しているヒメシダ科のシダで，日本での産地は高知県のごく一部の地域に限られている（倉田・中池 1976，1983，山岡 2002）．このため，日本では本種は近い将来に絶滅の危険性が高いと評価される「絶滅危惧 IB 類（EN）」にランクされている（環境庁自然保護局野生生物課 2000，高知県牧野記念財団 2000）．

Wang and Sun (1982) は中国四川省峨眉山のトサノミゾシダモドキの減数分裂時の染色体数 $n = 68$ を観察し，1 胞子嚢に64個の胞子が生じるので，本種は染色体基本数が $x = 34$ の 4 倍体有性生殖種であると報告した．日本産のトサノミゾシダモドキの染色体はまだ調べられていない．

中国における産地について，Shing (1999) は四川省（峨眉山等 6 ヶ所）や貴州省（貴阳等 3 ヶ所）をあげ，本種が「林下石灰岩上」に生育すると報告した．一方，Wang and Wang (2001) は貴州省を80地域に分割した地図を示し，本種はこのうち15地域に分布すると報告した．これには生育地について「生于山坡及河谷林下，土生或石隙生」と記されていて石灰岩についての記述はない．しかし貴州省の全面積の約73 % は石灰岩地帯である（同文献）．一方，四川省・貴州省以外の産地として湖南省西北部（Wang 1995），広西壮族自治区西部（Zhou 2000），雲南省東南部および西部（Wang 1993）の報告があるが，これらは種目録であり生態についての記述はない．

倉田・中池（1976）は高知県香美郡物部村の 1 生育地の状況を詳細に記録し，林内には陽地性および二次的に進入してくる植物種が

多く見られるので，この場所は特に記すべき特殊な環境ではないと報告した．結論として，本種のこの群落はこの地に遺存的に生育しているのではなくて，中国など遠方，あるいは未知の日本の生育地から飛来した胞子によって新たに生じたものであると推測した．ひとつ気にかかるのは，中国では本種は石灰岩上に分布するという Shing (1999) の記述である．倉田・中池（1976，1983），岩槻（1992），中池（1992）は本種と石灰岩の関係についてふれていない．

今回高知県産のトサノミゾシダモドキの体細胞染色体数を算定し，中国からの報告とは異なった結果を得た．また，筆者は高知県内に4生育地と消滅してしまった2生育地を確認している．これらの自生地について概況を調査した．

材料と方法

体細胞染色体数の算定には香美郡物部村大屋敷で採集した個体を用いた．プレパラートは根端を 2 mM の 8-hydroxyquinoline で 4–6 時間前処理，45 % 酢酸で10分間固定，60 ℃の 1N 塩酸で1分間解離した後，酢酸オルセイン液中で押しつぶして作製した．高知県内の各生育地では，基盤岩石と生育地の植物等について調査した．各産地ではトサノミゾシダモドキの個体数も調べたが，本種は根茎をのばして繁殖するため，群生地では正確な把握は困難であり概数を示した．染色体数を調査した証拠標本は東京大学附属植物園の標本庫（TI）に収めた．また，山岡によって採集された標本は高知県立牧野植物園標本庫（MBK）に収めた．

結果と考察

染色体数

体細胞染色体数は2個体で算定し，それぞれ 2n = 280（標本：山岡・中藤 no. 1），2n = ca. 280（同 no. 2）であった（Fig. 1）．後者の個体で1胞子嚢内に64個の形の整った両面体型の胞子が観察されたので，本種の生殖型は有性生殖型と考えられる．ヒメシダ科の染色体基本数は多型で，x = 27–36の連続した数が知られている (Lovis 1977, Smith and Cranfill 2002)．すでに中国（四川省峨眉山）産のトサノミゾシダモドキは n = 68 (x = 34, 有性生殖型4倍体)と報告されている（Wang and Sun 1982)．また，本種と近縁なミゾシダモドキ（日本産）［*Cyclogramma leveillei* (H.Christ) Ching (Nakaike 1975) または *Thelypteris omeiensis* (Baker) Tagawa（岩槻 1992）とする異なる見解がある］では n = ca. 136 (x = 34の有性生殖型8倍体と推定；栗田 1966, Kurita 1967）が，さらに *Cyclogramma auriculata* (J.Smith) Ching（西ヒマラヤ産）では n = 72（x = 36，有性生殖型4倍体；Loyal 1991）の報告がある．

これらを考慮すると，観察個体は x = 35 の8倍体とみなせる．したがって，トサノミゾシダモドキの日本（高知県）産と中国（四川省）産の個体は倍数性ばかりでなく基本数も異なるので，これらは細胞学的に多型な種複合体 species complex をなすことが明らかになった．本種の分布の北限，および東限である日本（高知県）で8倍体が確認されたことから，より高次への倍数化が日本における分布に貢献しているものと推察される．

倉田・中池（1976）は日本では高知県のみに，また安定した極相林とは思われない場所に生育している本種の特異な分布に関して，中国，ベトナムあるいは未知の日本の産地からの胞子の飛来によるものであろうことを示唆した．もしそうであるならば，日本では依然として高知県以外には本種の分布が確認されていないので，大陸側に今回観察された8倍体（2n = 280）が存在するはずである．一方，これとは別の考えとして，8倍体トサノミゾシダモドキは低倍数性の祖先種をもとにかつての日本（または近隣地）で形成され，これが現在高知県の一部の地域に残存しているという仮説も考えられる．いずれにせよ，高知県のトサノミゾシダモドキの起源を確かめるためには，分布の中心地である中国の個体についてさらに染色体数を調査しなければならないし，また高知県の8倍体と中国の4倍体および近縁種との関係を検討する必要がある．

生育地

現在まで判明している本種の生育地は大きく2地域に分けられる．

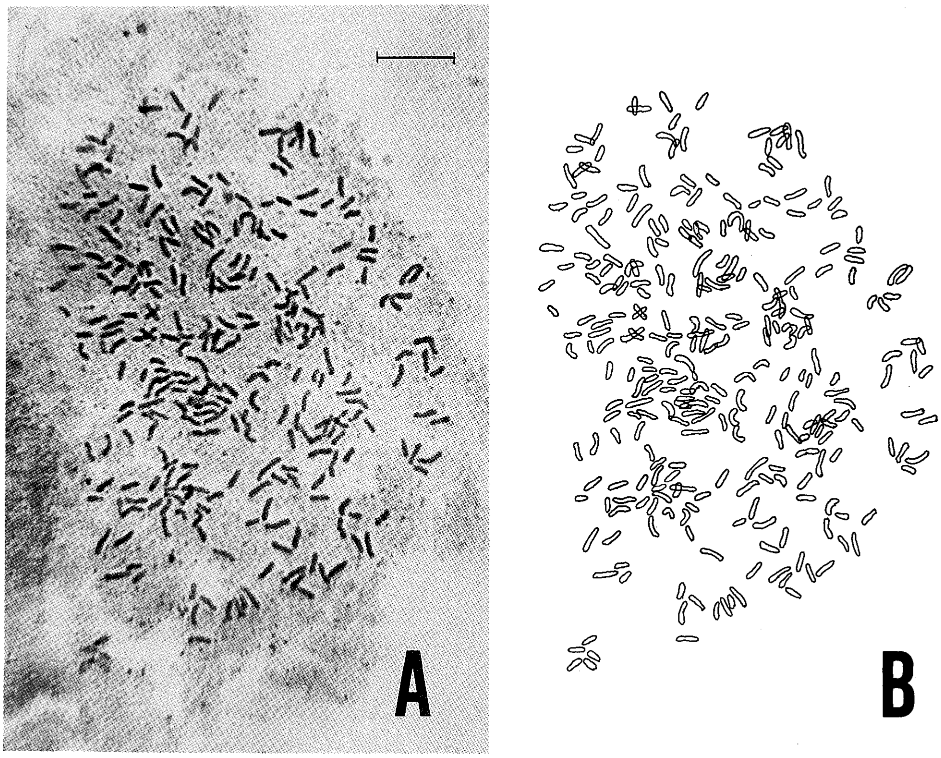

Fig. 1. A: Somatic chromosomes of *Thelypteris flexilis* (2n = 280). B: Explanatory drawing. Scale bar = 10 μm.

Ⅰ．高知県香美郡物部村・香北町地域

この地域は永瀬ダムをはさんだ谷でダムより下流の物部川と上流の上韮生川沿い約10 kmの範囲に収まる．現在次の3地点で生育が確認されている（Fig. 2. ①–③）．①物部村大屋敷（標高260 m，約500株，標本：山岡 no. 40143，山岡・中藤 nos. 1, 2），②香北町永瀬（標高200 m，1株；山岡 no. 41429，1葉のみ標本とした），③香北町府内（標高150 m, 約350株，山岡 no. 34314）．これらのうち②の自生地は今回初めて発見された．他の2産地はすでに報告がある（倉田・中池 1983）．倉田・中池（1976）が調査した場所は，山脇哲臣により本種が初めて発見された①の大屋敷の一部である1)．また，同論文の追記にある新たに見つかった第2の産地とは，香西武により発見された物部村大栃（標高200 m，Fig. 2，＊1）である2)．ここは，②と約600 m離れた場所である．発見当時約10株ほどがスギ林の谷筋に生えていた．しかし，現在このスギ林はスギの生長に伴い林内が暗くなったため，林床には植物はほとんど見られず本種も消滅した．

①の生育地は規模がもっとも大きなもので，山の斜面を横切る北東－南西にのびた道路沿い約200 m（山側約40 m，谷側約50 m）の範囲，および北西－南東にのびた谷川沿い約200 mの範囲に点々と群生が見られる．道路沿いはスギの植林地，谷川沿いは谷をはさんで北東側がスギ植林地，南西側がヒノキ植林地となっている．谷川沿いのスギ植林地では間伐された結果，林内の斜面にも本種の生育が見られるようになった．生育地付近はこのようにほとんどがスギ・ヒノキの人工林であるが，崖地で植林のできない場所は二次林となっている（倉田・中池 1976の調査地点も

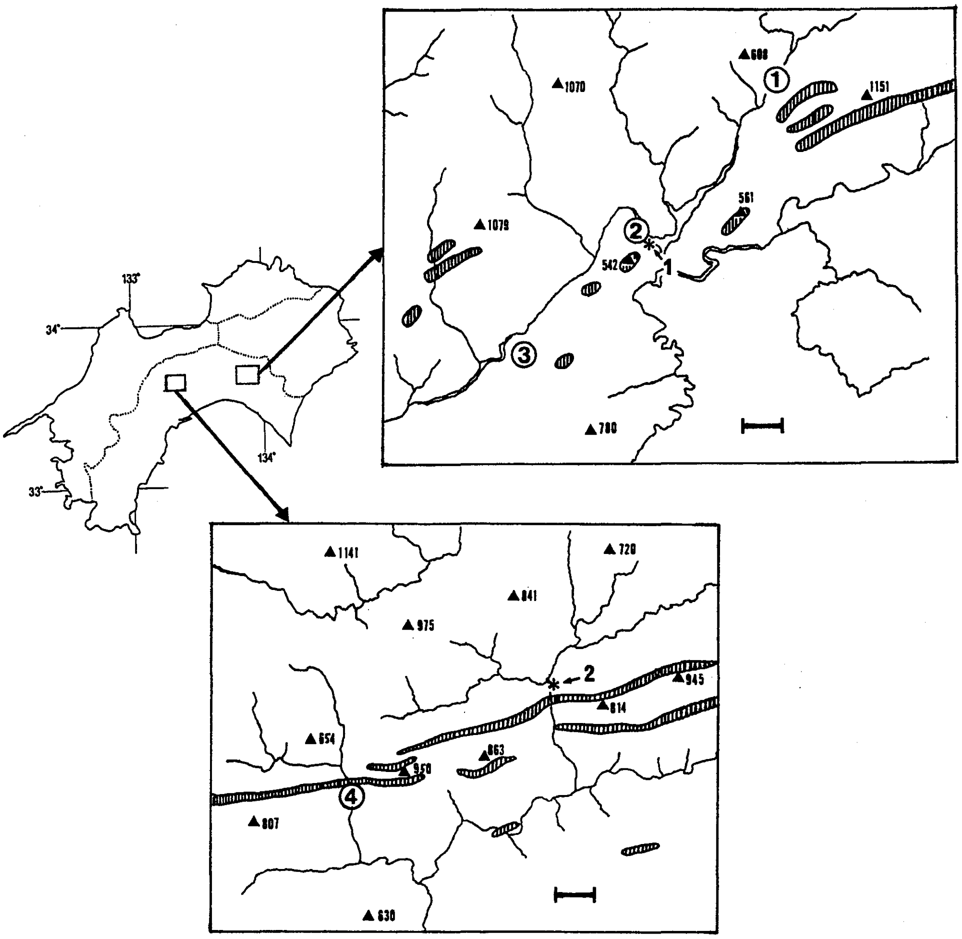

Fig. 2. Distribution of *Thelypteris flexilis* in Kochi Prefecture, Japan. ①: Oyashiki, Monobe-son. ②: Nagase, Kahoku-cho. ③: Funai, Kahoku-cho. ④: Kawamata, Gohoku-son. Asterisks indicate extinct populations; Odochi, Monobe-son (＊1) and Edagawa, Gohoku-son (＊2). Hatched areas indicate limestone outcrops (after Hattori and Igi 1991). Scale bar = 1 km.

このような場所である）．本種は砂岩と泥岩の湿潤な崖の隙間や山の斜面，および石灰岩の石垣に生育している．この自生地の地質は秩父累帯黒瀬川帯に属し，山の斜面上方には秩父南帯三宝山層群の大規模な石灰岩露頭が存在する（Tashiro and Kozai 1984，服部・猪木 1991）．

本生育地の二次林には高木にはアラカシ，ケヤキ，カゴノキ，フサザクラ，ヤブツバキ等が見られ，低木にはアオキ，コバノハナイカダ，ヤブニッケイ，シロダモ，ナンテン，ヤブコウジ，ミヤマフユイチゴ，コバンノキ等が自生している．草本ではシャガが多く，その他ジャノヒゲ，ヒガンバナ，ナキリスゲ，カンスゲ，キツネノボタン，ユキノシタ，ダイコンソウ，マツカゼソウ，ウマノミツバ，トウバナ，フキ，ヤマシロギク，シコクアザミ等が生育している．近年ハチクが本生育地付近まで拡がってきているところもある．シダ植物ではオオバノハチジョウシダ，クモノスシダ，ミヤコヤブソテツ，メヤブソテツ，ヤマヤブソテツ，ツルデンダ，オオキヨズミシダ，ハカタシダ，ウラボシノコギリシダ，オニヒカゲワラビ，シロヤマシダ，ヒカゲワ

ラビ等が見られる．

②の自生地はスギ植林地の道路沿いにある石灰岩の古い石垣である．②および消滅した＊１の産地の地質は秩父累帯南帯に属し砂岩・泥岩・石灰岩等からなりたち，山側上方には石灰岩が広く露出している（村田 1990，服部・猪木 1991）．

現在②のスギ林は間伐後５～６年が経過しており，林内には木本ではアラカシ，コアカソ，シロダモ，カゴノキ，ナンテン，アケビ，チャノキ，マンリョウ，ミヤマフユイチゴ，ビワ，アオキ，コバノハナイカダ，キヅタ等が見られ，草本ではハナミョウガが多く，またコヤブラン，ナガバジャノヒゲ，ヒガンバナ，チヂミザサ，ナキリスゲ，イノコズチ，ヌスビトハギ，ヨモギ等が見られる．シダ植物ではウラジロ，ウチワゴケ，フモトシダ，イワガネゼンマイ，イワガネソウ，オオバノイノモトソウ，マツザカシダ，オオバノハチョジョウシダ，トキワトラノオ，コバノヒノキシダ，ヤブソテツ，イノデ，リョウメンシダ，キヨスミヒメワラビ，ミゾシダ，ホシダ，ヘラシダ，シロヤマシダ，ヒカゲワラビ，ノキシノブ，マメヅタ，クリハラン等が生育している．

③は香西　武により発見された場所で，道路下の多湿な渓谷である．本種は砂岩の絶壁およそ幅30 m × 高さ10 m の範囲に生育している．絶壁の上方も傾斜は急で二次林がかろうじて発達し，その上は車道である．生育地の周辺部は植林したスギが多い．この付近の地質は秩父累帯黒瀬川帯に属し岩相は砂岩・泥岩・石灰岩等である（森野ら 1989）．

この生育地および付近には高木ではアラカシ，クリ，ケヤキ，イロハモミジ等が見られ，低木ではイヌシデ，ヤマグワ，シロダモ，カゴノキ，ナンテン，ミツバアケビ，ヤブツバキ，ヒサカキ，バイカアマチャ，ウツギ，ノイバラ，ビワ，カマツカ，フユザンショウ，ツルウメモドキ，ヤマハゼ，ヤツデ，イズセンリョウ，ツルコウジ，マンリョウ，テイカカズラ，ヒメアリドオシ等が生育している．草本ではナガバジャノヒゲ，ヤブミョウガ，ススキ，チヂミザサ，クサヨシ，ナキリスゲ，イワカンスゲ，ハナミョウガ，カラムシ，オオサンショウソウ，シマカンギク等が見られ，シダ植物ではカタヒバ，アオホラゴケ，ホラシノブ，イワガネゼンマイ，タチシノブ，ハコネシダ，オオバノイノモトソウ，マツザカシダ，コウザキシダ，ナガバヤブソテツ，ヤブソテツ，ヒメカナワラビ，コバノカナワラビ，クマワラビ，ミゾシダ，イブキシダ，ホシダ，ノコギリシダ，マメヅタ，クリハラン等が自生している．

Ⅱ．高知県吾川郡吾北村地域

仁淀川支流の枝川川と高樽川のそれぞれ谷沿い２ヶ所の生育地が確認されているが，１ヶ所は絶滅した（Fig. 2，④，＊2）．現在生育がみられる場所は山岡和興により発見された高樽川沿いの④吾北村川又（標高230 m，約100株，山岡 no. 39162）である（山岡 2002）．絶滅した場所（＊2）は吾北村枝川葛川（標高 200 m）で，山中（1978）がその著書の中で単に吾北村として報告し，この生育地で撮影した本種の生態写真を発表している（同文献，p. 146；標本は未確認）．しかし，この山中の報告（1978）に前後する頃，中澤　保と香西　武は山中教授から別個にこの場所を聞き，それぞれ現地を探索したが本種は見つからなかった（道路工事によって消滅した；中澤・香西　私信）．

現在トサノミゾシダモドキが生育している④の産地の周辺は，スギ，ヒノキの植林地で，植林できない崖や岩上には二次林が発達している．本種は谷沿いの二次林の多湿な泥質片岩やチャートの崖地に，直線距離で約50 m の範囲に生育している．なお，④および消失した＊2の地質は秩父累帯北帯に属し，これらの生育地はほぼ東西に長く伸びた大規模な石灰岩露頭に接した位置にある（服部・猪木 1991，四国地方土木地質図編纂委員会 1998）．

④の自生地には，高木にアラカシ，ヤブニッケイ，アオガシ，ヤブツバキが多く，低木にはアオキ，バイカアマチャ，マルバウツギ，フユイチゴ，ビワ，ナワシログミ，タイミンタチバナ，イズセンリョウ，アリドオシ等が見られる．草本ではホトトギス，カンスゲ，イワカンスゲ，ハナミョウガ等が，またシダ植物ではイワヒバ，イワガネゼンマイ，ハコネシダ，オオバノイノモトソウ，マツザカシダ，ホウビシダ，メヤブソテツ，ナガバヤブソテツ，ツクシヤブソテツ，ツルデンダ，ヒメカナワラビ，コバノカナワラビ，ホソバカ

ナワラビ，ミゾシダ，ホシダ，ヘラシダ，ノコギリシダ，クリハラン等が見られる．

このように，高知県のトサノミゾシダモドキは丘陵－低山地（標高150–260 m）の道路際や谷沿いの，湿潤ではあるが比較的明るい二次林やスギ植林地の崖地や斜面に生育している（自生地①と②では石灰岩石垣にも生育）．また，生育地の基盤岩石は砂岩，泥岩，泥質片岩，チャート，石灰岩（石垣）等の堆積岩や弱変成岩であるが，いずれの自生地も地質は秩父累帯に属し上方の山側に石灰岩露頭が存在する場所である．したがって，生育地はこれら石灰岩地帯から水の流入があり，石灰岩の影響を受けている場所であると推測される．

このことは，トサノミゾシダモドキと共存している植物からもうかがえる．本種の生育地およびその付近の植物を概観すると，アラカシが4生育地すべてに出現し，3生育地（①，③，④）では高木層の主要樹種となっている．したがって，トサノミゾシダモドキの生育地は基本的にはアラカシを含んだ群落が成立する場所であると推察される．山中（1966，1971，1978，1983）によれば，高知県のアラカシ林は暖温帯域の二次林の一型として，あるいは暖温帯域の石灰岩地帯に見られる群落の一型として生じる．山中（1978）によるこれら2つのアラカシ群落の種組成表（総合常在度表；同文献 pp. 50, 62–63）とトサノミゾシダモドキの生育地の植物種を比較すると，トサノミゾシダモドキの自生地の植生は，ナンテン，ビワを伴い，一方コナラ，スダジイ，ヤマザクラ等が見られないことから，石灰岩地帯に発達するアラカシ群落（アラカシ－ナンテン群集；山中 1966）によく似た種組成をしている．

また，本種と共存する植物のうち，ナンテン，バイカアマチャ，ビワ，フユザンショウ，コバノハナイカダ，シマカンギク，クモノスシダ，メヤブソテツ，ミヤコヤブソテツ，ツルデンダ，ヒメカナワラビ，オオキヨズミシダは，山中（1978）により「主として石灰岩地」あるいは「石灰岩地に多い」とされている好石灰岩性の植物である．

以上の観察から，高知県のトサノミゾシダモドキ（8倍体）は中国のものとは異なる倍数レベルであるが，中国産と同様に石灰岩の影響が見られる環境に生育するシダとみなせる．とはいえ，今回本種が直接石灰岩地帯に群落を形成しているのは確認されなかった．山中（1971）によれば四国の石灰岩地帯のアラカシ林は比較的乾燥している．本種が純粋な石灰岩地に進入し得ない理由は，この乾燥に耐えられないためと推察される．

すでに倉田・中池（1976）が1自生地の観察から報告しているように，今回観察したトサノミゾシダモドキの4生育地はいずれも安定した極相林内ではなく，二次林やスギ植林地の傾斜地や崖地で不安定な環境である．したがって，すでにその例があるように，本種は道路工事やスギ植林地ではスギの成長による林内の光不足により，容易に消滅する危険をはらんでいる．本種の保全についてはある程度の人為的な関与（スギ林の間伐等）が必要であろう．

なお，調査した生育地の年間降水量は3000–3500 mm，年平均気温は13–15 ℃である（高知地方気象台 1982）．高知県のフロラについてはまだ詳細な調査が行われていない場所も多い（山岡 2002）．今後同様な気候下の石灰岩地帯の周辺部で調査が進めば，本種の新たな生育地が発見される可能性がある．

追記1)：かつて山岡和興らはこの自生地に中池敏之博士を案内したが，大栃の市街地に近かったので，地名を大栃としてしまった．その時の調査結果をもとにした報告（倉田・中池 1976）に載っている本種の線画は，日本のシダ植物図鑑3（倉田・中池 1983）に大栃産として転載されているが，上記の理由からこの場所は大屋敷である．さらに，倉田・中池（1983）には物部村五王堂（標本：山岡和興 1981年採集）が記録されているが，ここも地名は大屋敷である（近くに五王堂の集落が存在するため五王堂としてしまった過誤による）．

追記2)：この標本は倉田・中池（1976）に東京大学農学部森林植物学教室に保存されていると書かれている．しかし，TOFOのトサノミゾシダモドキのファイル中にこの標本は見あたらなかった．

本研究を行うにあたり，鳴門教育大学の香西　武博士には地質等について，元高知営林局の中澤　保・渡辺允史両氏には生育地の植物についてご教授いただきました．また，東京大学附属植物園（TI），東京大学農学部（TOFO），高知県立牧野植物園（MBK）の各標本庫の関係者の方々には標本の閲覧や収蔵についてお世話頂きました．これらの方々に深く感謝致します．

引用文献

服部　仁，猪木幸男（編）1991. 日本地質図体系，中国・四国地方．朝倉書店，東京．

岩槻邦男（編）1992. 日本の野生植物シダ．平凡社，東京．

環境庁自然保護局野生生物課（編）2000. 改訂日本の絶滅のおそれのある野生生物レッドデータブック 8，植物 I（維管束植物）．自然環境研究センター，東京．

高知県牧野記念財団（編）2000. 高知県レッドデータブック，植物編．高知県文化環境部保全課，高知．

高知地方気象台（編）1982. 高知県の気象，高知地方気象台創立100周年記念誌．（財）日本気象協会関西本部，高知．

倉田　悟，中池敏之 1976. トサノミゾシダモドキについて．国立科学博物館専報 **9**: 105–109.

——，—— 1983. 日本のシダ植物図鑑第 3 巻．東京大学出版会，東京．

栗田子郎 1966. 日本産シダ類数種の染色体数（6）．植物研究雑誌 **41**: 173–180.

Kurita S. 1967. Chromosome numbers of Japanese species of Pteridophyta. Ann. Rep. Foreign Stud. Coll. Chiba Univ. (2): 41–56.

Lovis J. D. 1977. Evolutionary patterns and processes in ferns. Adv. Bot. Res. **4**: 229–415.

Loyal D. S. 1991. Cytomorphological studies in eastern Himalayan Thelypteridaceae. *In*: Bhardwaja T. N. and Gena C. B. (eds.), Perspectives in pteridology: present and future. Aspect Pl. Sci. **13**: 171–248.

森野善広，香西　武，和田　貴，田代正之 1989. 高知県物部地域の鳥巣式石灰岩を含む下部白亜系美良布層について．高知大学学術研究報告（自然科学）**38**: 73–83.

村田明広 1990. 高知県下の上韮生川断層の左横ずべり変異量．構造地質 (35): 31–43.

Nakaike T. 1975. Enumeratio Pteridophytarum Japonicarum. Univ. Tokyo Press, Tokyo.

中池敏之 1992. 新日本植物誌 シダ篇 改訂増補版．至文堂，東京．

四国地方土木地質図編纂委員会（編）1998. 四国地方土木地質図解説書．（財）国土開発技術研究センター，東京．

Shing K.-H. (ed.) 1999. Flora Reipublicae Popularis Sinicae 4 (1), Science Press, Beijing (in Chinese). 邢　公侠（編），中国植物志 第 4 巻 第 1 分冊．科学出版社，北京．

Smith A. R. and Cranfill R. B. 2002. Infrafamilial relationships of the thelypteroid ferns (Thelypteridaceae). Amer. Fern J. **92**: 131–149.

Tashiro M. and Kozai T. 1984. Bivalve fossils from the type Monobegawa Group (Part 1). Res. Rep. Kochi Univ. Nat. Sci. **32**: 259–293.

Wang P.-S. and Wang X.-Y. 2001. Pteridophyte flora of Guizhou. Guizhou Sci. & Tech. Pub. House, Guiyang (in Chinese). 王　培善・王　筱英（編），貴州蕨類植物志．貴州科技出版社，貴阳．

Wang W.-T (ed.) 1993. Vascular plants of the Hengduan Mountains, Vol. 1. Science Press, Beijing (in Chinese). 王　文采（主編），横断山区維管植物 上冊．科学出版社，北京．

—— (ed.) 1995. Keys to the vascular plants of the Wuling Mountains. Science Press, Beijing (in Chinese). 王　文采（主編），武陵山地区維管植物検索表．科学出版社，北京．

Wang Z.-R. and Sun C.-S. 1982. Chromosome counts in some Chinese ferns. Acta Phytotax. Sin. **20**: 59–62 (in Chinese with English summary).

山中二男 1966. アラカシーナンテン群集について．高知大学学術研究報告（自然科学 I）**15**: 11–19.

—— 1971. 四国地方の石灰岩植生，高知大学学術研究報告（自然科学）**20**: 13–94.

—— 1978. 高知県の植生と植物相．林野弘済会高知支部，高知．

—— 1983. 四国の石灰岩地帯の植生覚書（1）．高知大学教育学部研究報告 第 3 部 (35): 1–7.

山岡和興 2002. 高知県のシダ植物．南国市（私家版）．

Zhou H.-G. (ed.) 2000. The preliminary study on pteridophyte flora from Guangxi, China. Wheather Press, Beijing (in Chinese). 周　厚高（主編），広西蕨類植物概覧．気象出版社，北京．